Zur Lehre

von der

physiol. Bedeutung der Querstreifung des Muskelgewebes.

INAUGURAL-DISSERTATION

der medicinischen Facultät

der

Kaiser-Wilhelms-Universität Strassburg

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

ROBERT OPPENHEIMER

pract. Arzt

aus Mehle (Prov. Hannover).

Mannheim.

Druck der Mannheimer Actiendruckerei.

1894.

Zur Lehre

von der

physiol. Bedeutung der Querstreifung des Muskelgewebes.

INAUGURAL-DISSERTATION

der medicinischen Facultät

der

Kaiser-Wilhelms-Universität Strassburg

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

ROBERT OPPENHEIMER

pract. Arzt

aus **Mehle** (Prov. Hannover).

Mannheim.

Druck der Mannheimer Actiendruckerei.

1894.

Gedruckt mit Genehmigung der medicinischen Facultät der Universität Strassburg.

Referent: **Prof. Dr. Goltz.**

DEM ANDENKEN MEINES VATERS

MEINER MUTTER

MEINEM BRUDER

IN DANKBARKEIT

GEWIDMET

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547613_0143

Bei den höheren Tieren werden die mannigfachen Bewegungen, die in ihrem Leben eine Rolle spielen und so ausserordentlich verschiedenen Zwecken dienen, fast ausschliesslich durch die Zusammenziehung von Muskeln hervorgerufen. In der That kann man für den Fall, dass man nur die Grösse der zu leistenden Arbeit ins Auge fasst, die Bewegungen der weissen Blutkörperchen, des Flimmerepithels, der Samenfäden etc. völlig beiseite lassen. Ueberall, wo es sich im Organismus um eine grössere Arbeitsleistung handelt, finden wir Muskeln, die dieselbe ausführen, und es ist eine der wichtigsten physiologischen Fragen — freilich auch eine immer noch sehr wenig aufgeklärte —, in welcher Weise die Zusammenziehung der Muskeln zustande kommt.

Zunächst imponiert uns, dass die äusseren Umstände, unter denen die Muskeln ihre Bewegungen ausführen, fast durchgehends die gleichen sind oder doch wenigstens die grösste Aehnlichkeit untereinander zeigen. Wir unterscheiden zwar auch physiologisch zwischen der durch glatte Muskeln hervorgerufenen Bewegung und derjenigen, welche durch Zusammenziehung der quergestreiften Muskeln entsteht, aber diese Unterschiede sind nur geringfügiger Natur und im grossen und ganzen nur quantitativ vorhanden. Bei beiden Geweben finden wir, dass die Bewegung dadurch zustande kommt, dass mehr weniger cylinderförmige Gebilde an Länge abnehmen und zu gleicher Zeit an Dicke gewinnen. Die Bewegung steht in beiden Fällen unter dem Einfluss von Nerven, welche die Muskeln mit dem

Centralnervensystem verbinden. Die Bewegungskurven beider Muskelarten zeigen durchaus analoge Formen, und endlich ist auch die chemische Zusammensetzung beider Gewebe fast die gleiche. Die grosse physiologische Verwandtschaft, welche zwischen den beiden Muskelarten besteht, geht dann ferner aus einer ganzen Reihe von Thatsachen, die der Entwicklungsgeschichte und der vergleichenden Physiologie angehören, mit überzeugender Klarheit hervor. Wir wollen hier nur einiges wenige anführen. So zeigen die quergestreiften Muskeln auch der höheren Tiere zuerst während ihrer embryonalen Entwicklung noch keine Querstreifung, und erst später tritt diese in ihnen auf. So können funktionell analoge Muskeln bei dem einen Tier glatt, bei dem anderen quergestreift sein. Wir erinnern an den Darm vieler Fische, an die Iris der Vögel etc. Endlich giebt es Uebergangsformen, wie z. B. die von Schwalbe[1]) entdeckte doppeltschräggestreifte Muskulatur.

Und fragen wir endlich nach dem Unterschied in dem physiologischen Verhalten der beiden Muskelarten, so ist wohl der wichtigste — allerdings, wie schon oben bemerkt, ja auch nur quantitative — in der verschiedenen Schnelligkeit, mit der sich die Muskelfaser verkürzt, zu sehen. Hierfür spricht nicht nur der direkte Vergleich der beiden Verkürzungskurven und die Art der Verteilung der Muskelarten in dem einzelnen Tier je nach den an sie gestellten Anforderungen in Bezug auf die Schnelligkeit der Bewegungen, sondern auch vor allem die Erkenntnis, dass überall da, wo wir im Tierreiche gewissermassen ausnahmsweise Querstreifung auftreten sehen, dort auch die Muskeln im Vergleich mit den funktionell

[1]) G. Schwalbe. Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Tiere. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. V. 1869.

analogen glatten Muskeln der anderen Tiere auf besonders schnelle Bewegung angewiesen sind. Ein treffliches Beispiel hierfür liefern die Schliessmuskeln der Muscheln und vielleicht ein noch besseres die schon erwähnte Iris der Vögel. Was würde den schnell dahinfliegenden Vögeln, besonders denen, die im Fluge ihre Beute erhaschen, eine sich träge durch glatte Muskeln bewegende Iris nützen?

Die Querstreifung des Muskels scheint also den Zweck zu haben, eine schnellere Verkürzung zu ermöglichen. Der Muskel wird durch das Auftreten derselben nichts wesentlich anderes, er bleibt Muskel mit allen seinen merkwürdigen Eigentümlichkeiten, nur wird er befähigt, seine Bewegung in etwas kürzerer Zeit auszuführen. Und um diesen, vom physiologischen, oder vielleicht besser gesagt, vom mechanischen Standpunkt aus betrachtet, geringfügigen Vorteil zu erreichen, sehen wir eine ausserordentliche, im Vergleich mit dem Erfolg ungeheuer grosse Aenderung seiner anatomischen Struktur eintreten. Es tritt hier etwas ein, was wir bei der phylogenetischen Entwicklung der Organe, wie mir scheint, nirgends beobachten können. Häufig genug werden ja im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung immer mehr und mehr gesteigerte Ansprüche gemacht und das betreffende Organ bildet sich zu immer grösserer Vollkommenheit aus. Aber ein derartiger Sprung, wie er durch die Entwicklung der glatten Muskelfaser zur quergestreiften dargestellt wird, scheint sich sonst nirgends bei der allmählichen Ausbildung der Organe vorzufinden.

Es ist daher von besonderem physiologischen Interesse zu untersuchen, welche mechanischen Schwierigkeiten sich der schnelleren Verkürzung der glatten Muskelfaser entgegenstellen, und in welcher Weise wohl die Natur diese mechanische Aufgabe gelöst hat. Wenn bei der Erregung des Muskels vom

Nerven aus zunächst das eine Ende der Faser vom Reiz getroffen wird, so haben wir zwei Zeiten zu unterscheiden, welche beide für die Verkürzungszeit der ganzen Faser in Betracht kommen. Erstens die Zeit, welche die gestreifte Muskelsubstanz nötig hat, um sich zu verkürzen, zweitens die Zeit, welche der Reiz braucht, um von einem Ende der Faser zu dem anderen zu gelangen. Offenbar kann jede der beiden Zeiten die Gesamtverkürzung der Faser beeinflussen, da jede derselben, wenn sie zu lang ist, die Gesamtverkürzung verzögert. Es kann daher sehr gut sein, dass durch die Verkürzung auch nur einer der beiden Zeiten die Kontraktion der ganzen Faser wesentlich beschleunigt wird. Es liegen also zwei Möglichkeiten vor, um eine schnellere Verkürzung der glatten Muskelfaser herbeizuführen; es könnte sich die gereizte Substanz schneller zusammenziehen, oder es könnte die Reizwelle schneller über die Faser ablaufen. Man kann sich nun leicht vorstellen, dass die Schnelligkeit, mit der sich die gereizte Muskelsubstanz zusammenzieht, eine mit ihrem Aufbau aufs engste verknüpfte Eigenschaft ist, und dass, von kleinen Unterschieden abgesehen, diese Zeit nicht wesentlich verkleinert werden kann. Vielleicht können wir durch ein Gleichnis unsere Meinung noch deutlicher aussprechen. Soll ein Geschoss durch die Kraft einer Feder von gegebener Grösse fortgeschnellt werden, so können wir zwar durch die Auswahl des Stahls der Feder die Geschwindigkeit desselben etwas vergrössern, aber wir müssen zu ganz anderen Hülfsmitteln greifen, falls wir dem Geschoss eine wesentlich grössere Geschwindigkeit erteilen wollen. Nun bliebe für die glatte Muskelfaser noch die Verkürzung der zweiten von den oben besprochenen Zeiten übrig. Aber auch hier ist es leicht denkbar, dass eine wesentliche Steigerung der Fortleitungsgeschwindigkeit des Reizes durch kleinere Veränderungen in der Zu-

sammensetzung der Substanz nicht erreicht werden konnte.

Hingegen giebt es ein anderes Mittel, die Zeit, welche nötig ist, um den Reiz der ganzen Faser mitzuteilen, zu verkürzen. Ein rein mechanisches Mittel, welches die Reizübertragung innerhalb der Faser und somit auch, wie oben gezeigt, die Zeit der Gesamtverkürzung der ganzen Faser zu vermindern im stande ist, ohne dass dabei der stoffliche Aufbau des Muskels einer Veränderung bedürfte. Es brauchte nämlich nur dafür gesorgt zu sein, dass der Reiz gleichzeitig an sehr vielen Punkten des Faserinhalts angriffe, dann würde der Reiz statt der ganzen Länge der Faser nur die kurzen Abschnitte von einer Reizstelle bis zur nächsten zu durchlaufen haben. Wollen wir nochmals auf unser obiges Gleichnis von der gespannten Feder zurückkommen, so liesse sich etwa folgende Anordnung denken. Anstatt eine lange Spiralfeder auf das Geschoss einwirken zu lassen, würde man dieselbe in viele kleine Abschnitte zerlegen, welche gleichzeitig auf das Geschoss einwirken müssten. Es ist klar, dass sich dadurch die Verkürzungszeit ausserordentlich verringern liesse.

Wenn also der Reiz gleichzeitig auf sehr viele kleine Abschnitte der Muskelfaser einwirken würde, so könnte auf diese Weise eine bedeutend schnellere Verkürzung der Gesamtfaser zu stande kommen, indem nur die Mechanik der Reizübertragung, nicht aber die Eigenschaft der Muskelsubstanz selbst eine wesentliche Veränderung erfahren hätte. Und nun fragen wir uns, ob eine derartige Hypothese in irgend welcher Weise durch thatsächliche Befunde gestützt werden könnte. Da ist denn zunächst hervorzuheben, dass übereinstimmend von fast allen Anatomen angenommen wird, die quergestreifte Muskelfaser bestände aus ausserordentlich zahlreichen Abschnitten, von denen sich alternierend die einen mehr, die anderen

weniger bei der Kontraktion beteiligen. Engelmann,[2]) der diese Anschauung am präcisesten ausgesprochen hat, spricht die anisotropen Abschnitte als die eigentlichen kontraktilen Teile der Faser an. Indem sie sich verkürzen, werden sie zu gleicher Zeit breiter, und indem die dazwischen liegenden Abschnitte gar nicht, oder nicht in demselben Masse an der Formveränderung teilnehmen, treten an den einzelnen Fibrillen die anisotropen Abschnitte als variköse Anschwellungen hervor. Man brauchte also nur anzunehmen, dass der Reiz in allen anisotropen Abschnitten gleichzeitig zur Wirkung käme, so würde der oben angedeutete Mechanismus thatsächlich in der quergestreiften Muskelfaser vorhanden sein. Aber einerseits steht ein Beweis für diese Annahme aus, andererseits scheint auch gerade aus den Engelmannschen Untersuchungen hervorzugehen, dass die quergestreifte Fibrille einen ausserordentlich komplizierten inneren Aufbau besitzt.

In neuerer Zeit ist von Haycraft[3]) der Versuch gemacht worden, den Inhalt der Muskelfibrille als einen überall gleichartig zusammengesetzten Stoff aufzufassen, dessen verschiedene Abschnitte sich nur dadurch unterscheiden, dass sie nicht in gleichem Grade kontraktil sind. Diese Gliederung liesse sich, meinen wir, ganz allein durch die Annahme entsprechend ebensovieler Reizstellen erklären, wobei wir mit Reizstelle nur einen Punkt der Faser be-

[2]) 1. Th. W. Engelmann. Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz. Archiv für die gesammte Physiologie. Bd. VII., pag. 33 und 155.

2. Derselbe. Contractilität u. Doppelbrechung. Ebenda Bd. XI., pag. 460.

3. Derselbe. Neue Untersuchungen über die mikroskopischen Vorgänge bei der Muskelkontraktion. Ebenda Bd. XVIII., pag. 1.

[3]) J. B. Haycraft. Ueber den feineren Bau des gestreiften Muskelgewebes mit besonderer Berücksichtigung einer neuen Methode zur Untersuchung derselben durch Abdrücken des Gewebes auf Collodium. Zeitschrift für Biologie. Bd. 28. N. F. 10.

zeichnen wollen, auf den der Reiz direkt vom Nerven aus übertragen wird. Die Haycraft'sche Muskelfaser würde also der von uns oben besprochenen hypothetischen Muskelfaser entsprechen, und in der That hat auch Haycraft selbst eine der obigen sehr ähnliche Ueberlegung zur physiologischen Erklärung des Wesens der Querstreifung angestellt. Er sagt unter anderem:[4] »Wir können nun die Frage aufwerfen, ob es nicht möglich ist, diesen Zusammenhang zwischen Segmentation eines Muskels und seinem Vermögen zu schnellerer Kontraktion zu erklären, und ich glaube, man wird finden, dass eine einfache und sachgemässe Aufklärung sofort gegeben werden kann. Der ganze Gegenstand lässt sich in eine Frage der »Masse« zusammenfassen; je grösser das kontraktile Element ist, desto längere Zeit beansprucht es, um seinen höchsten Grad von Verkürzung zu erreichen, sodass, wenn eine Fibrille sich in eine Anzahl viel kleinerer Partikel zerlegt, wovon jede sich auf eigene Kosten zusammenzieht und ausdehnt, dabei eine geraume Zeit gewonnen wird.«

Wie entsteht nun nach Haycraft die Querstreifung, welche man bisher immer als eine Folge des Aufbaues aus verschiedenartigen Schichten aufgefasst hat? Er glaubt, dass die Muskelfibrille varikös sei, und dass die Querstreifung durch die Aneinanderreihung der gleichen Anschwellungen benachbarter Fibrillen zu stande komme. Eine ähnliche Annahme ist schon vor langer Zeit von Schwann[5] gemacht worden. Zwischen den Varikositäten sind Räume, welche eine interfibrilläre Substanz enthalten, und es lässt sich begreifen, dass auf diese Weise bei der künstlichen Färbung des Muskels auch der Quer-

[4] l. c. pag. 127.

[5] Th. Schwann. Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachsthum der Tiere und Pflanzen. Berlin. 1839.

streifung entsprechende Farbenstreifen entstehen. Dass die variköse Fibrille abwechselnd einfach- und doppeltbrechend ist, führt Haycraft auf verschiedene Spannungsgrade des sonst homogenen Inhalts zurück. Wir möchten uns gestatten hinzuzufügen, dass man überhaupt so wenig bisher über das Zustandekommen der Doppelbrechung in sehr kleinen Gebilden von besonderer Form weiss, dass sich aus der Thatsache, dass die Muskelfibrille abwechselnd stärker und schwächer doppeltbrechende Abschnitte zeigt, nicht sehr sichere Schlüsse über die Natur des Muskelinhalts ableiten lassen. Man erinnere sich doch nur an die mannigfachen und komplizierten optischen Erscheinungen, welche auf einer glatten Fläche entstehen, wenn in dieselbe sehr feine parallele gerade Linien eingraviert werden. Die hierbei z. B. entstehende Zerlegung des weissen Lichtes in seine farbigen Bestandteile ist durch die Feinheit der eingravierten Linien bedingt und lässt sich nicht in grossem Massstabe nachahmen. Möglich, dass ein Teil der an der quergestreiften Muskelfibrille zu beobachtenden optischen Erscheinungen auch nur durch die Form und die Kleinheit der Varikositäten zu stande kommt.

Von den Beobachtungen, welche Haycraft zur Stütze seiner Anschauungen giebt, scheinen uns die folgenden die wichtigsten zu sein. Wenn man ein Stückchen quergestreifter Muskulatur zwischen Objektträger und Deckgläschen presst, indem man auf das letztere mit Hülfe einer Schraubenvorrichtung einen gewissen Druck ausübt, so verschwindet unter dem Mikroskop in der gepressten Muskelfaser das Bild der Querstreifung.*) Man könnte zunächst glauben,

*) Das Verschwinden der Querstreifen beim Zusammendrücken der Faser, aber nicht — was für uns die Hauptsache ist — ihr Wiedererscheinen, wenn der Druck aufgehoben wird, hatte schon G. R. Treviranus beoachtet. Vermischte Schriften anatom. und physiol. Inhalts. Bd. I. Göttingen. 1816. pag. 134.

dass die so gepresste Muskelsubstanz einfach zerquetscht worden sei, und infolgedessen die verschiedenartigen Schichten nicht mehr gesondert gesehen werden könnten. Dem ist aber nicht so. Denn wenn Haycraft die auf das Deckgläschen drückende Schraube wieder zurückdrehte, so entstand auch wieder die Querstreifung und die Faser erhielt wieder ihr ursprüngliches Ansehen. Ich glaube, man kann nicht läugnen, dass dieser Versuch sehr gegen die Annahme stofflich verschiedener Schichten spricht. Wir werden später einen Versuch mitzuteilen haben, welcher in ganz anderer Weise ebenfalls gegen eine stoffliche Verschiedenheit der doppelt- und einfachbrechenden Schichten zu sprechen scheint.

Des weiteren sucht Haycraft die variköse Form der Fibrille durch Abdrücke der Muskelfaser in noch nicht ganz starr gewordenes Collodium darzuthun. In der That gelingt es leicht, solche Abdrücke zu erhalten, welche unter dem Mikroskop die Querstreifung aufs deutlichste wiedererkennen lassen. Zu dem Zweck lässt man einen Tropfen Collodium auf den Objektträger fallen und wartet, bis derselbe etwa bis zur Wachskonsistenz eingetrocknet ist. Darauf legt man auf das Collodium einige Muskelfasern und drückt dieselben mit dem Skalpellstiel oder einfach mit der Fingerkuppe in das Collodium ein. Werden nun die Muskelfasern mit einer feinen Pincette wieder abgehoben, so finden wir nun an dem Collodiumabdruck das Bild der Querstreifung. Der Umstand, dass diese Abdrücke sich auch von der frischen Muskelfaser, wenn auch weniger gut als von der gehärteten, erhalten lassen, beweist, dass es sich nicht um eine künstlich entstandene Form des Muskels handelt, wie sie etwa durch Schrumpfung bei der Härtung des Muskelpräparates entstehen könnte.

Wir gehen nun zu unseren eigenen Versuchen über. Zunächst konnten wir die Haycraft'schen Angaben in betreff der eben angeführten Versuche durchaus bestätigen. Von in Alkohol erhärteten Muskelfasern erhielten wir Collodiumabdrücke, welche jeder Unbefangene für quergestreifte Muskelfasern gehalten hätte. Von frischen Säugetier-, Vogel- und Amphibienmuskeln gelangen die Abdrücke nur sehr unvollkommen, hingegen erhielten wir einzelne recht scharfe Abdrücke von den Muskeln der Krebsscheere. Aber diese Haycraft'sche Methode, Abdrücke des Muskels in weicher Masse zu machen, erschien uns selbst für den Fall, dass frische Muskeln zur Verwendung kommen, nicht vollständig beweiskräftig, zumal da es eines auffallend hohen Druckes bedarf, um ein quergestreiftes Abbild des Muskels zu erzeugen. Denn offenbar kommt es bei Erzeugung des Abdruckes nicht sowohl auf die Form als auf die Resistenz der verschiedenen Faserabschnitte an. Wir können uns doch sehr gut vorstellen, dass die Fibrille zwar eine vollkommen glatte cylindrische Form besitzt, aber aus abwechselnd weicheren und härteren Abschnitten zusammengesetzt ist. Es könnte z. B. die anisotrope Substanz resistenter als die isotrope sein. Unter dieser Annahme würde auch die normalerweise ganz glatte Fibrille einen der Querstreifung entsprechenden Abdruck geben, denn die härteren anisotropen Schichten würden tiefer in das Collodium eindringen, als die weicheren isotropen Teile der Fibrille.

Es schien daher sehr wünschenswert, ohne den Umweg des Abdruckes die Oberfläche der Muskelfaser auf ihre Gestalt hin untersuchen zu können,

und es gelang mir, diese Beobachtungen auszuführen mit Hülfe eines Verfahrens, das mir Herr Professor J. R. Ewald die Güte hatte anzugeben.

Dies Verfahren bestand im wesentlichen darin, die Muskelfaser mit einem so feinen metallischen Silberüberzug zu bedecken, dass zwar einerseits dadurch ihre äussere Form nicht geändert wird, andererseits jedoch das Silber das Licht so gut reflektiert, dass man die Gestalt der Oberfläche der Faser bei auffallendem Lichte gut erkennen kann. Im einzelnen verfuhr ich bei der Herstellung der Präparate folgendermassen.

Als Material verwandte ich anfangs Frösche und Tauben, später beschränkte ich mich auf den Brustmuskel der letzteren.

Der Muskel wird in kleine würfelförmige Stücke zerschnitten, welche in Celloidin eingebettet werden. Es wurden zwei Celloidinlösungen hergestellt, eine syrupartige und eine dünnflüssige. In der letzteren blieb der Muskel mindestens 2—3 Tage liegen, für die syrupartige Lösung genügten 24 Stunden. Dann wurde er, um beim Schneiden einen besseren Halt zu bekommen, auf einem Korke befestigt, wobei beachtet wurde, dass er so zu liegen kam, dass seine Fasern beim späteren Schneiden leicht in ihrer Längsrichtung getroffen werden konnten. Der so eingeschlossene Muskel blieb einige Stunden an der Luft liegen, bis die Einbettungsmasse genügend hart geworden war. Dann wurde er in etwa 70%igem Alkohol bis zum Gebrauche aufbewahrt. Die Schnitte wurden mit dem Schanze'schen Mikrotom hergestellt, und zwar so dünn wie möglich. Die von mir angefertigten Schnitte schwankten hinsichtlich ihrer Dicke zwischen 10—15 μ. Um dieselben von dem anhaftenden Celloidin zu befreien, wurden sie auf kurze Zeit in Nelkenöl gelegt. Dann wurden dieselben in mehrfach gewechseltem Alkohol abgespült, um auch das Nelkenöl

zu entfernen. Nach dieser Vorbereitung waren die Schnitte zur Versilberung geeignet.

Ich bemühte mich zunächst, mit einer ammoniakalischen Silberlösung meinen Zweck zu erreichen, welche in Poggendorff's Annalen, Bd. 101 p. 313 zur Fabrikation silberner Spiegel angegeben ist. Trotz äusserster Vorsicht misslang der Versuch, weil sich die sehr dünne Silberschicht, einer leichten Schneedecke vergleichbar, auf den Schnitten ausbreitete und bei der geringsten Manipulation ihren Platz verliess. Ich gab daher diese Versuche bald auf und wandte eine Methode an, welche nach mehrfachen Modifikationen eine befriedigende Lösung meiner Aufgabe herbeiführte.

Man legt die Schnitte in eine alkoholische Silberlösung, die man dadurch erhält, dass man zu dem absoluten Alkohol 5 % Argentum nitricum fügt und nun langsam tropfenweise Wasser hinzusetzt, bis das Silber sich völlig auflöst. Sind die Schnitte nach einigen Minuten gehörig durchtränkt, so breitet man sie auf einem Objektträger aus. Um einen sofortigen, recht störenden Silberniederschlag zu verhüten, ist es ratsam, den Gebrauch eines metallischen Spatels zu vermeiden. Man taucht zweckmässigerweise den Rand des Objektträgers in die Silberlösung und fegt mit einem Pinsel die Schnitte darauf. Hat man dieselben gut ausgebreitet und die überschüssige Silberlösung mit Fliesspapier abgetupft, so lässt man sie etwa 20 Minuten, d. h. solange unter einer Glasglocke liegen, bis sie völlig trocken geworden sind. Zum Zweck der Versilberung, d. h. für Bildung des metallischen Ueberzuges werden dieselben dann Phosphorwasserstoff-Dämpfen ausgesetzt. Die einfache Vorrichtung hierzu bestand aus folgenden Teilen. In ein gewöhnliches Präparatenglas mit eingeschliffenem Deckel war auf den Boden ein Korkklotz gestellt, auf den die Objektträger mit den

Schnitten gelegt werden konnten. Neben dem Klotz stand eine kleine Porzellanschale, die etwa bis zur Hälfte mit Phosphorzink gefüllt war. Man giesst in dies Schälchen einige Tropfen conc. Salzsäure und verschliesst dann das Präparatenglas mit dem gläsernen Deckel, durch den hindurch das Eintreten der Versilberung beobachtet werden kann. Es genügt meist, wenn die Dämpfe 5 bis 10 Minuten auf die Schnitte einwirken. Auf diesen bildet sich erst ein brauner, dann ein metallisch glänzender Ueberzug von reducirtem Silber. Sobald letzterer erscheint, nimmt man die Schnitte aus dem Entwicklungsgefässe heraus, bringt einen Tropfen Glycerin auf sie und legt ein Deckgläschen darüber.

Statt der alkoholischen kann man auch eine wässerige Silberlösung verwenden, doch muss man sich stets an die Vorschrift halten, die Schnitte sorgfältig mit Fliesspapier abzutupfen, bevor sie in das Entwicklungsgefäss gebracht werden. Denn setzt man die mit der Silberlösung durchtränkten Schnitte noch feucht in das Präparatenglas, so schlägt sich das Silber in solch' dicken Schichten nieder, dass von Querstreifen nicht das Mindeste zu sehen ist. Lässt man dagegen die in Alkohol abgespülten Schnitte völlig trocknen und trägt dann die alkoholische Silberlösung mit einem feinen Pinsel vorsichtig auf, so ist das Resultat hin und wieder nicht ganz ungünstig.

Die mikroskopische Untersuchung wurde mit Seibert's homogener Immersion $^1/_{12}$ vorgenommen. Zwischen ihr und dem Tubus des Mikroskopes war ein aus derselben Fabrik bezogener Apparat eingeschaltet, welcher die Beleuchtung des Präparates von oben her gestattete und eine von Herrn Professor Ewald konstruierte Vorrichtung besass, um einen beliebig weiten Spalt vor der Eintrittsöffnung des Lichtes hin und her schieben zu können. Dieser

Beleuchtungsapparat hat folgende Konstruktion. Zwischen Tubus und Objektiv wird ein cylinderförmiges Stück eingeschaltet, welches gewissermassen eine Verlängerung des Tubus darstellt. An der Vorderseite dieses Stückes befindet sich ein rundes Loch von etwa 7 mm Durchmesser, durch welches das Licht von einer vor dem Mikroskop befindlichen intensiven Leuchtquelle in horizontaler Richtung in den Beleuchtungsapparat eindringt und hier durch eine im Winkel von 45 ° befestigte plangeschliffene Glasplatte senkrecht nach unten durch das Objektiv hindurch auf das Präparat geworfen wird. Auf diese Weise wird nun das Präparat nicht allein genau von oben beleuchtet, sondern das Licht wird auch, indem es durch das Objektiv geht, auf den kleinen, im Mikroskop sichtbaren Teil des Objektes konzentriert. Die von Herrn Professor Ewald angegebene Spaltvorrichtung gestattet nun die oben angeführte vordere Lichtöffnung des Beleuchtungsapparates in einen horizontalen Spalt von beliebiger Weite zu verwandeln. Indem man diesen Spalt mit Hülfe einer Schraubenvorrichtung allmählich vor der Lichtöffnung vorbeiführt, erhält man zuerst schräge Beleuchtung, und zwar schräg von vorn oder von hinten, welche immer weniger schräg wird, bis das Licht senkrecht von oben einfällt — in diesem Fall befindet sich der Spalt vor der Mitte der Lichtöffnung — und endlich in erst weniger, dann mehr schräger Richtung von der anderen Seite her das Präparat trifft. Gerade diese Veränderung der Richtung des auffallenden Lichtes macht eine ausserordentlich feine und sichere Untersuchung der Gestalt der Oberfläche des Objektes möglich.

Die mikroskopische Untersuchung übersilberter Schnitte ergab nun folgende Resultate.

1. Nur die übersilberten Schnitte lassen bei der Beleuchtung von oben die Oberfläche erkennen, weil

sie eben genug Licht reflektieren. Sie sind andererseits absolut undurchsichtig, sodass von einem optischen Eindringen in die Tiefe nicht die Rede sein kann. Die gut übersilberten Schnitte sehen bei Beleuchtung von unten und Ausschluss des auffallenden Lichtes genau so schwarz aus wie die nichtübersilberten ungefärbten oder irgendwie gefärbten Schnitte bei ausschliesslicher Beleuchtung von oben.

2. Das Silber schlägt sich ungleichmässig auf dem Muskelschnitt nieder, an einigen Stellen bildet es metallisch glänzende, bronzeartige Flächen, an anderen ist es in dicken dunklen Schichten, oder auch in Gestalt kleiner, Flittersilber gleichenden Silberplättchen abgelagert, welch' letztere von Flüssigkeitsresten oder feuchten Niederschlägen herrühren, welche sich noch vor der Einwirkung der Phosphorwasserstoff-Dämpfe auf den Schnitten befanden. An manchen Stellen ist der Schnitt nur braun gefärbt, was von einer ungenügenden Silberausscheidung herrührt.

3. Während bei Beleuchtung von oben an den braun gefärbten Stellen die Querstreifen nur andeutungsweise zu sehen sind, stellen sie sich bei durchfallendem Lichte als eine Reihe scharfbegrenzter, abwechselnd heller und tiefdunkler Streifen dar; die hellen Streifen entsprechen in ihrer Lage den noch zu erörternden Leisten. Die zwischen ihnen hinziehenden Rinnen erscheinen dunkel. Es hat sich also das Silber nur in den tieferen Teilen, welche offenbar etwas mehr Silberlösung enthielten, niedergeschlagen.

4. Weder an den Ablagerungsstätten der dicken Silberschichten, noch an den mit kleinen Silberplättchen bedeckten Orten ist etwas von Querstreifung zu sehen.

5. An den gutübersilberten, bronzeartig spiegelnden Stellen, welche bei durchfallendem Lichte völlig

undurchsichtig sind, treten bei Beleuchtung von oben, besonders wenn die Lichtstrahlen schräg einfallen, die Querstreifen als abwechselnd schmale dunkle und breite helle Zonen deutlich hervor. Lässt man das Licht sehr schräg einfallen, so ist manchmal noch ein dritter sehr feiner Streifen inmitten der hellen Zone zu sehen, welcher der Lage nach der sogenannten Mittelscheibe entspricht.

6. Da an den gut versilberten Stellen die Schnitte völlig undurchsichtig sind, indem der Silberüberzug nirgends Lücken enthält, so kann das Bild der Querstreifung, welches dort zu sehen ist, nur auf die Form der Oberfläche bezogen werden. Die Querstreifen müssen also dadurch entstehen, dass abwechselnd leistenförmige Erhebungen und rinnenförmige Vertiefungen auf der Oberfläche des Schnittes vorhanden sind. Es wird dies evident durch die Wirkung der schrägen Beleuchtung bewiesen. Man legt die Schnitte so unter das Mikroskop, dass die Querstreifen von rechts nach links verlaufen. Bei schräger Beleuchtung von vorn sind dann sämtliche Leisten auch nur von vorn beleuchtet und werfen einen Schatten auf die benachbarte weiter nach hinten gelegene Leiste. Lässt man nun mit Hülfe des oben beschriebenen Ewald'schen Spaltes das Licht allmählich erst senkrecht, dann von hinten her einfallen, so werden zuerst die Schatten immer kleiner, verschwinden bei Beleuchtung von oben gänzlich und treten dann auf der Vorderseite der Leisten und den nach vorn gelegenen Nachbarleisten auf, während nun die Hinterseiten der Leisten beleuchtet sind. Auch in dem Umstande, dass bei genau senkrecht auffallendem Lichte die Querstreifung überhaupt nicht zu sehen ist, finden wir einen Beweis für das ausschliessliche Zustandekommen der Querstreifung durch die Form der Oberfläche.

7. Um jeden Einwand in betreff unserer Deutung

der an den übersilberten Schnitten sichtbaren Querstreifung völlig unmöglich zu machen, habe ich auch Profilpräparate von den übersilberten Schnitten hergestellt, an denen man dann die Querstreifung im Profil sehen und sich davon überzeugen konnte, dass dasselbe abwechselnd etwas breitere Hervortreibungen und etwas schmalere Einziehungen zeigt. Diese letzteren lassen dann in ihrer Mitte kleine Erhebungen erkennen, welche indessen nicht ganz die Höhe der grossen Vorsprünge erreichen. Um die Profile herzustellen, bettet man auf einem Korke einen in oben beschriebener Weise gut übersilberten Schnitt in Celloidin ein und merkt sich möglichst genau seine Lage und die Richtung seiner Fasern. Ist die Einbettungsmasse hart geworden, so löst man dieselbe vom Korke und befestigt sie wiederum so auf ihm, dass der Schnitt nun senkrecht steht und seine Fibrillen beim Schneiden in ihrer Längsrichtung getroffen werden. Man erhält auf diese Weise mit dem Mikrotom sehr feine, im Querschnitt etwa quadratische Schnitte, unter denen man hin und wieder einige gut getroffene Stellen findet, welche das Profil einer Fibrille darbieten. In diesem Falle erscheint die Längsachse des Schnittes hell, seine seitlichen Ränder dagegen als feine schwarze Linien (Silberniederschlag). Zuweilen findet man unter dem Mikroskop einige dieser Profilschnitte so getroffen, dass das Messer etwas schräg durch die versilberte Oberfläche hindurchgegangen ist, und an diesen einige Stellen, wo die Versilberung keine vollständige ist. Hier sieht man dann kein ganz reines Profil, sondern nur ganz schwache Andeutungen desselben, welche sich in kurze Rinnen resp. Leisten fortsetzen. Es ist also eine Art Zwischenform zwischen Profil- und Flächenansicht vorhanden. Es gewähren nun diese Partien den Vorteil, dass man hier mit Sicherheit entscheiden kann, wo sich bei der oben erwähnten

nur partiellen Versilberung das Silber niedergeschlagen hat. Man sieht nämlich den schwarzen feinen Silberstreifen in einer Vertiefung des Profils enden.

Um dem Einwand, dass die der Querstreifung entsprechenden Leisten und Rinnen der Muskeloberfläche durch die ungleiche Schrumpfung der verschiedenen Schichten des Faserinhalts entstanden sein könnten, durch Verwendung ungehärteter Muskeln zu begegnen, unternahm ich die Versilberung von Schnitten des gefrorenen Muskels. Ist die Temperatur nicht zu niedrig, d. h. nicht unter 6—8 ° C. gewesen und hat die Kältewirkung nur kurze Zeit gewährt, so ist, wie Kühne's [6]) Versuche gelehrt haben, nach dem Aufthauen die Erregbarkeit des Muskels ganz gut erhalten, mithin der Schluss gerechtfertigt, dass die Struktur der Muskelfaser keine Veränderung erlitten hat. Kleine würfelförmige Stücke von dem Brustmuskel einer frisch geschlachteten Taube werden durch eine syrupartige Lösung von Gummi arabicum gezogen und, die Längsrichtung der Fasern parallel der Schneide des Messers, auf den Gefrierapparat (Aetherspray) des Mikrotoms gelegt. Sobald der Muskel gefroren ist, werden mit dem stark abgekühlten Mikrotommesser Schnitte von etwa 40—50 μ Dicke angefertigt. Sie werden sogleich in eine kaum $^1/_2\,^0/_0$ige wässerige Silberlösung gebracht und, nachdem sie gut durchtränkt sind, auf einem Objektträger ausgebreitet. Sorgfältig wird auch bei diesen Schnitten die überschüssige Silberlösung mit Fliesspapier abgetupft, wobei aber jegliches Eintrocknen derselben zu vermeiden ist. Aus letzterem Grunde muss auch der Boden des Präparatenglases, in welches der Schnitt nunmehr gebracht wird, mit Wasser bedeckt sein. Die Unter-

[6]) W. Kühne. Zur Lehre von den Endplatten der Nervenhügel. Virchow's Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medicin. Bd. XXXIV, pag. 412.

suchung der so übersilberten Schnitte bestätigte meine früheren Resultate. Allerdings kamen mir Querstreifen in grösserer Ausdehnung, da ich die Versuche nicht sehr lange fortsetzte, nicht zu Gesicht, aber an einzelnen kleineren Stellen waren die die Querstreifung bedingenden Leisten als solche nicht zu verkennen. Dass sie nicht so schön ausgebildet waren und nur auf viel kleineren Flächen angetroffen wurden, liegt offenbar an der weniger guten Versilberung, welche mit der wässerigen Silberlösung bei weitem nicht so gut wie mit der alkoholischen gelingt.

Schliesslich versuchte ich auch, frische, nicht gefrorene Muskeln zu versilbern. Die Untersuchung derselben ist jedoch mit ganz besonderen Schwierigkeiten verknüpft, sie liefert erst demjenigen brauchbare Resultate, welcher mit der Untersuchung versilberter Schnitte vertraut ist, welche von in Alkohol gehärteten oder gefrorenen Muskelstücken herrühren. Es macht sehr viel Mühe, von dem frischen Muskel einen leidlich ebenen Längsschnitt herzustellen, was zwar weniger die Uebersilberung, als die mikroskopische Untersuchung ausserordentlich erschwert, denn unter hundert Schnitten findet man kaum einen, wo auch nur an einer kleinen Stelle das Messer eine Faser der Länge nach durchtrennt hat. Es werden eben immer die Fasern zu schräg getroffen, oder es liegt das Sarkolemm zu Tage, und in beiden Fällen können natürlich keine Leisten hervortreten. Ich verfuhr dabei auf folgende Weise. Den beliebig dicken Längsschnitt eines Säugetiermuskels — Vogel- und Froschmuskeln eignen sich hierfür weniger gut — betupfte ich mit einer sehr verdünnten wässerigen Silberlösung und brachte ihn in das Präparatenglas, dessen Luft durch einen nassen Schwamm stets mit Wasserdampf gesättigt gehalten wurde, um jede Eintrocknung zu verhindern. Haben die Dämpfe einige Minuten auf den

Schnitt eingewirkt, so bedeckt man die versilberte Stelle mit einem Deckgläschen und bringt ihn unter das Mikroskop.

Endlich habe ich noch eine ganz andere Reihe von Versuchen angestellt, um den Aufbau der Muskelfaser aus verschiedenartigen Schichten zu kontrollieren. Ich ging dabei von der Ueberlegung aus, dass, wenn wirklich die dunklen und die hellen Streifen bei der Querstreifung davon herrühren, dass zwei stofflich verschiedene Schichten miteinander abwechseln, so müsste man auch beliebig kleine Muskelstückchen herstellen können, welche aus diesen beiden Substanzen zusammengesetzt sind und so an sich den Unterschied der beiden Stoffe erkennen lassen. Denken wir uns ein Stück Glas, welches aus schwarzen und weissen Schichten besteht, welche nicht dicker als die der Querstreifung des Muskels sein mögen, so werden wir dieses Glasstück pulverisieren können und bei mikroskopischer Durchsuchung des Pulvers einzelne Körnchen finden, welche deutlich aus weissem und schwarzem Glase bestehen und welche im ganzen doch nicht grösser sind, als etwa der Dicke einer einzelnen Schicht des ursprünglichen Glases entspricht. Dabei ist freilich angenommen, dass sich die Schichten nicht leichter von einander trennen, als sonst das Glas innerhalb derselben Schicht zerbricht. Wäre dies doch der Fall, so würde man es übrigens leicht aus der Form der einzelnen Glaskörnchen erkennen können, weil von diesen dann viele eine glatte Fläche zeigen müssten.

Ich habe nun Muskelstücke in Alkohol möglichst stark gehärtet und nachher an der Luft oder unter dem Exsiccator bis — ich kann sagen zur Steinhärte trocknen lassen. Mit einer feinen Feile oder einem

groben Schleifstein wurden dann äusserst feine Partikelchen in ungeheurer Menge abgerieben und dieselben, in Wasser suspendiert, unter dem Mikroskop betrachtet. Unter diesen Feilspähnen findet man natürlich auch immer einige grössere, welche über mehrere oder wenigstens zwei Querstreifen fortreichen, und an diesen ist die Querstreifung so gut wie je zu sehen. Es kann also nicht davon die Rede sein, dass etwa die Querstreifung durch das Trocknen des Muskels oder durch den Druck der Feile vernichtet worden wäre. Viele von den Partikelchen sind so klein, dass sie sehr gut nur einer Schicht des Muskelgewebes angehört haben können, aber man trifft auch sehr viele, deren Grösse unbedingt ihre Zusammensetzung aus zwei Schichten erfordert, und an diesen habe ich trotzdem niemals auch nur eine Andeutung von einer Zusammensetzung aus zwei verschiedenen Substanzen wahrnehmen können. Unter den vielen Tausenden, die man in verhältnissmässig ganz kurzer Zeit auf diese Weise durchmustern kann, hätte ich doch wenigstens das eine oder das andere finden müssen, welches deutlich als aus zwei Schichten zusammengesetzt erkannt worden wäre. Bei allen etwas grösseren Muskelstückchen trat die Querstreifung mit ausserordentlicher Deutlichkeit hervor.

Mir scheint dieses Ergebnis darauf hinzudeuten, dass für das Zustandekommen der Querstreifung auch eine normale Oberfläche der Fibrille nötig ist. Dass eine solche bei ganz kleinen Partikelchen nicht vorhanden ist, erscheint selbstverständlich, denn sie können ihrer Form und Grösse nach keinen, wenn auch noch so kurzen vollständigen Abschnitt des in seiner Mantelfläche unversehrten Cylinders der Muskelfibrille darstellen. Die kleinsten unter dem Mikroskop sichtbaren Muskelstückchen aber, welche noch die Querstreifung erkennen lassen, sind so gross, dass sie

sehr wohl einen kurzen aber vollständigen Abschnitt der sonst unverletzten Fibrille enthalten können.

Wollen wir am Schluss das Resultat unserer Ueberlegungen und unserer Beobachtungen kurz wiederholen, so glauben wir etwa folgendes sagen zu können: Physiologisch unterscheiden sich die glatte und die quergestreifte Muskelfaser hauptsächlich durch die Fähigkeit der letzteren, sich bedeutend schneller zusammenziehen zu können. Es könnte dies dadurch erreicht sein, dass sehr viele Abschnitte der Faser gleichzeitig vom Reiz getroffen würden, und es wäre dadurch eine physiologische Gliederung der Muskelfaser in sehr viele kurze Abschnitte oder Schichten gegeben. Da sich nun nachweisen lässt, dass die Oberfläche der längs durchschnittenen, völlig normalen und erschlafften Faser abwechselnd aus Leisten und Rinnen besteht, welche wir als Varikositäten der Fibrillen deuten müssen, so wird zunächst dadurch die neuerdings von Haycraft behauptete variköse Gestalt der Muskelfibrille auch durch unsere Untersuchungen bestätigt. Ferner haben wir zu den Gründen, welche bisher vorliegen, das optische Bild der Querstreifung nicht unbedingt auf stofflich verschiedene Schichten zurückzuführen, einen neuen hinzugefügt, indem wir gezeigt haben, dass die normale Mantelfläche des Fibrillencylinders erhalten sein muss, um das Bild der Querstreifung zu stande kommen zu lassen.

Ohne nun in unseren Versuchen endgültige Beweise erblicken zu wollen, fordern dieselben jedenfalls dazu auf, die Annahme eines stofflich ganz einfachen Aufbaues der Muskelfibrille, welche ein physiologisches Verständnis der Muskelthätigkeit erleichtert und über manche Rätsel der Querstreifung hinweghilft, auch fernerhin näher zu untersuchen und auf ihre Berechtigung hin zu prüfen.

Anhang.

Litteratur der Querstreifung des Muskels.*)

Es dürfte nicht uninteressant sein, in kurzer Uebersicht zu verfolgen, wie sich die Anschauungen über das Wesen und die Natur der Querstreifung im Laufe der Zeit ausgebildet haben.

Es muss dahingestellt bleiben, ob die erste Beschreibung der quergestreiften Muskelfasern von Leeuwenhoek[9]) sich wirklich auf die eigentliche Querstreifung bezieht.

Henle[10]) glaubt, dass die »striae carnosae« des niederländischen Forschers Einknickungen gewesen seien, eine Behauptung, welche dessen Landsmann Berlin[11]) bestritten hat. Leeuwenhoek hat sich nicht auf eine einfache Beschreibung der Querlinien beschränkt, er hat schon versucht, eine Erklärung für ihre Entstehungsweise zu geben. Anfangs sah er die Ursache in sehr kleinen aneinandergereihten »globuli«, welche die feinsten Fasern des Muskels zusammensetzen. Später jedoch überzeugte er sich, dass die Erscheinung der Kügelchen nur auf optischer Täuschung beruhte, und er war der Meinung, dass die Querstreifen ihren Grund in einer eigenen quergestreiften oder quergefalteten Scheide hätten.

Von de Heyde[12]) abgesehen, welcher die Querstreifen, mit denen vielleicht ebenfalls Einknickungen gemeint sind, von

*) Eine ausführliche Zusammenstellung der älteren Litteratur bis zum Jahre 1850 rührt von Kölliker her; sie wurde bis zum Jahre 1872 von Grunmach fortgeführt.

[7]) A. Kölliker. Mikroskopische Anatomie. 1850.

[8]) E. Grunmach. Ueber die Structur der quergestreiften Muskelfaser bei den Insecten. Inaug.-Diss. Berlin. 1872.

[9]) Ant. a. Leeuwenhoek. Arcana naturae detecta. Lgd. Bat. 1722. Tom. III. pag. 408.

[10]) J. Henle. Allgem. Anatomie. 1841.

[11]) W. Berlin. Ueber die quergestreifte Muskelfaser. Archiv für die Holländischen Beiträge zur Natur- u. Heilkunde. Bd. I. 1858.

[12]) Ant. de Heyde. Experimenta circa sanguinis missionem, fibras motrices etc. Amstelodami 1698.

Querstrichen auf den einzelnen Fibrillen herleitet, haben die nachfolgenden Forscher bis auf Prochaska[13]) die Ergründung der Natur der Querstreifen mehr oder minder ausser Acht gelassen. Prochaska sieht in den »Muskelfibern« einen »Anschein von weisslichen Falten«, die er für flache Eindrücke hält, welche die zwischen den Muskelfasern verlaufenden Blutgefässe und Nerven hervorrufen. Kurz nachher behandelte Fontana[14]) diesen Gegenstand, ohne über die Natur der Querstreifen etwas Bestimmtes auszusagen. Er beobachtete an den cylindrischen »ursprünglichen Fleischfasern«, wie er die Primitivfibrillen nennt, kleine weisse Linien, welche dieselben in stets gleichen Entfernungen durchsetzen, und er vermutet, dass die genaue Aneinanderlagerung der betreffenden Abteilungen das quergestreifte Aussehen veranlasse. Die Primitivfibrillen sehen bald einer Kette von Kügelchen ähnlich, bald erwecken die Linien den Anschein von Runzeln, die durch Kontraktion der Faser entstanden sind.

Der Theorie, dass die Querstreifen Falten einer äusseren die Muskelfäserchen einschliessenden Hülle seien, schlossen sich unter anderen auch Treviranus[15]), Ficinus[16]) und C. Th. Krause[17]) an. Ficinus allerdings mit einer gewissen Einschränkung: die Runzeln sind nicht das Zeichen des lebenden, sondern des toten Muskels. Krause bestritt besonders Schwann's[18]) Behauptung, dass die Fibrillen variköse Cylinder darstellten, deren Varikositäten so aneinandergefügt seien, dass sie das Bild der Querlinien erzeugten. Auch Gerber[19]) erklärte dieselben als den optischen Ausdruck einer knotigen Beschaffenheit der Fibrillen, nur fasste er die variköse Bildung als eine Kontraktionserscheinung der in der Peripherie des Primitivbündels liegenden Fibrillen auf.

Während in gleicher Weise Valentin[20]) einer accidentell

[13]) G. Prochaska. De carne musculari. Viendob. 1778.
[14]) F. Fontana. Traité sur le venin de la vipère. Florence 1781. (Abhandlung über das Viperngift. Aus dem Französischen übersetzt. Berlin 1787. pag. 384.)
[15]) l. c.
[16]) H. R. Ficinus. De fibrae muscularis forma et structura. Lipsiae 1836.
[17]) C. Th. Krause. Handbuch der menschl. Anatomie. Hannover 1843.
[18]) l. c.
[19]) Fr. Gerber. Handb. der allgem. Anatomie des Menschen und der Haussäugetiere. 1840.
[20]) G. Valentin im »Handwörterbuch der Physiologie mit Rücksicht auf physiol. Pathologie« von R. Wagner. Bd. I. 1842 pag. 712.

varikösen Beschaffenheit der Primitivfäden das Wort redete, kam Will[21]) bei seinen Untersuchungen zu einem anderen Resultate: die Querstreifung ist der optische Ausdruck der geschlängelten und zickzackförmigen Gestalt, welche die gleichmässig dicken Fibrillen bei der Kontraktion annehmen, ohne sich stellenweis zu verdicken. Die dunklen Querbänder erklärt er für Erhöhungen, die hellen für Vertiefungen. Auch Reichert[22]) glaubte, dass durch Will's Beobachtungen eine wellenförmige Zickzackbiegung bei der Kontraktion sicher bewiesen sei, er fügte nur hinzu, dass diese Thatsache eine gleichzeitige stellenweise Verdickung der Primitivbündel nicht negiere. Den beiden letztgenannten Autoren ist später besonders Häckel[23]) entgegengetreten, der bei der Kontraktion keine Zickzackbiegung, sondern nur eine gleichmässige Verdickung der Fibrillen beobachtete, und in Bezug auf den Ursprung der Querlinien der noch zu erörternden Bowman'schen Theorie den Vorzug gab.

Noch vor Will waren höchst eigentümliche, meist aber auch beweislos aufgestellte Hypothesen über das Wesen der Querstreifen laut geworden. So sah Mandl[24]) die Ursache in einem um die Muskelfaser spiralig herumlaufenden Faden, Raspail[25]) verglich die Querlinien mit den spiraligen Windungen der Pflanzenzellen und Skey[26]) liess transversale Fäden quer über die Fasern laufen. Auch Henle[27]) hielt es für das Wahrscheinlichste, dass breite ring- oder spiralförmige Bänder die Primitivbündel umgeben, er blieb sich aber dabei bewusst, dass vielleicht auch diese Ansicht sich als das Resultat eines optischen Betruges erweisen werde.

Seltsamer noch nehmen sich die später aufgestellten Theorien

[21]) Friedr. Will. Einige Worte über die Entstehung der Querstreifen der Muskeln. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. Jahrg. 1843, pag. 353.

[22]) K. B. Reichert. Bericht über die Fortschritte der mikroskopischen Anatomie im Jahre 1843. Ebenda Jahrg. 1844, pag. 186.

[23]) E. Häckel. Ueber die Gewebe des Flusskrebses Ebenda Jahrg. 1857, pag. 491.

[24]) L. Mandl. Anatomie microscopique. 1re série. 1re livraison. Paris 1838.

[25]) F. V. Raspail. Nouveau système de chimie organique. T. II. Paris 1838, pag. 231.

[26]) F. C. Skey. On the elementary of the muscular fibre of animal and organic life. Philosophical transactions of the royal society of London. For the year 1837. Part II, pag. 371.

[27]) l. c.

von Baumgärtner[28]) und Barry[29]) aus. Ersterer fasst die Muskelfaser als ein Geflecht feiner runder Fasern auf, welche entgegengesetzt in Spiralwindung laufen und sich stets von neuem kreuzen. An den Kreuzungspunkten dieser Fäden werde das Licht gebrochen, und die regelmässig und gedrängt aneinander liegenden Lichtpunkte erscheinen als Linie. Nach Barry dagegen besteht die Muskelfaser in ihren Elementen aus zwei gleichläufigen Schraubenfäden, die sich seitlich unter einander verflechten. Anders als Baumgärtner findet er die Ursache der hellen Querstreifen in dem Sichtbarwerden der Schraubenfäden, während die von ihnen gebildeten Zwischenräume dunkel erscheinen.

Viele Gegner, aber noch mehr Beifall haben die Lehren Bowman's[30]) gefunden, da sie sehr geeignet waren, die Schwierigkeiten wegzuräumen, welche andere Vorstellungen vom Bau des Muskels den physikalischen und physiologischen Erscheinungen desselben entgegensetzten. Bowman machte die Wahrnehmung, dass teilweise macerierte oder in Spiritus länger aufbewahrte Muskeln sich nicht in Fibrillen, sondern in breite und niedrige ringartige Fragmente, welche er »Discs« nannte, spalten. Er schloss hieraus, dass die Muskelfasern ursprünglich aus Molekülen, die er primitive particle oder sarcous elements nennt, bestehen, die so geordnet sind, dass sie sich ebenso gut in Längs- als in Querlinien trennen können. Die Art der Spaltung hängt ab von dem Grade der Adhaesion, der zwischen den Segmenten der Länge oder Breite nach besteht; die Verbindung wird durch eine ihrer Natur nach noch unbekannte Substanz hergestellt. Demgemäss erklärte sich Bowman auch gegen den bis dahin allgemein anerkannten Kontraktionsvorgang, wonach die Primitivbündel sich runzeln oder zickzackförmig beugen sollten. Nach ihm nähern sich bei der Kontraktion die Discs einander und werden platter

[28]) K. H. Baumgärtner. Der Bau des Muskels. Neue Untersuchungen in den Gebieten der Physiologie und der prakt. Heilkunde. Freiburg 1845.

[29]) Martin Barry. Ueber die schraubenförmige Beschaffenheit der Elementarfasern der Muskeln, nebst Beobachtungen über die musculöse Natur der Flimmerhärchen. Aus dem Manuscript des engl. Originals übersetzt und mitgeteilt von Prof. Purkinje. Arch. für Anat., Phys. und wissensch. Med. Jahrg. 1850, pag. 529.

[30]) W. Bowman. On the minute structure and mouvements of volontary muscle. Philosophical Transact. Part II for 1840 — Part. I for 1841. Auszug in Reichert's Jahresbericht im Arch. f. Anat., Phys. u. wissensch. Med. Jahrg. 1842, pag. 280.

und breiter, wodurch die Primitivbündel sich verdicken und verkürzen.

Gleich Bowman leugneten auch Remak[31]) und Leydig[32]) die Präexistenz der Fibrillen, während die Mehrzahl der Forscher, unter ihnen besonders Kölliker, an der Schwann'schen Theorie festhielt. Nach Remak, dessen Erklärung aus der Beobachtung regelmässiger Bewegungen an dem Zwerchfell eines kurz zuvor getöteten Kaninchens geschöpft ist, sind die Querstreifen keine stabilen Elemente des lebenden Muskels, sondern beruhen auf den bei der Kontraktion entstehenden Querfalten des mehr homogenen Inhalts der primitiven Muskelscheide; vielleicht tritt gleichzeitig an der Faltungsstelle eine vorübergehende Verdichtung ein. Leydig lässt den Inhalt der Fasern aus kleinen würfel- oder auch keilförmigen Körpern zusammengesetzt sein; die Querstreifung soll von den dazwischen gelegenen und wahrscheinlich mit hellflüssiger Substanz erfüllten Interstitien abhängen. Ihm gegenüber hat Kölliker[33]) sofort die Existenz der Fibrillen in Schutz genommen. Die regelmässige, gleichartige zarte Punktierung an Querschnitten von Muskelfasern sei nur auf die durchschnittenen Fibrillen zu beziehen. Man dürfe mit diesen natürlich nicht die etwaige körnige Zwischensubstanz verwechseln.

Beide Formen des Zerfalls, die Spaltung in Discs wie in Fibrillen, betrachteten Munk[34]) und Berlin[35]) als Kunstprodukte. Nach Munk rühren die Querlinien davon her, dass in die helle, homogene, schwachbrechende Grundsubstanz der Muskelfaser starkbrechende, gleichgrosse Kügelchen in regelmässigen Abständen nach allen Dimensionen eingebettet sind. Bei der Kontraktion der Muskelfaser, welche immer gradlinig erfolgt, bleiben die Kügelchen unverändert; dagegen wird ihre Querzwischensubstanz vermehrt, die Längszwischensubstanz in gleichem Masse vermindert. Munk's Annahme, dass die Kügelchen Nervenendigungen seien, steht in ihrer Abenteuer-

[31]) R. Remak. Ueber die Zusammenziehung der Muskelprimitivbündel. Ebenda. Jahrg. 1843, pag. 187.

[32]) F. Leydig. Ueber Tastkörperchen und Muskelstruktur. Ebenda. Jahrg. 1856, pag. 156.

[33]) A. Kölliker. Einige Bemerkungen über die Endigungen der Hautnerven und den Bau der Muskeln. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. VIII. 1857, pag. 313.

[34]) Herm. Munk. Untersuch. über die quergestreifte Muskelfaser der Wirbeltiere u. die elektr. Organe der Fische. Nachrichten von der G. A. Universität u. der Königl. Gesellsch. der Wissensch. zu Göttingen. 1858. No. 1.

[35]) l. c.

lichkeit auf einer Stufe mit Leydig's Behauptung, nach der die Muskelfaser ein elektrisches Organ darstellt. Berlin führt die Querstreifen auf Reihen von Körnchen zurück, die an der Oberfläche des Primitivbündelinhaltes liegen. Ueber diesen selbst konstruierte er sich nach Beobachtungen, die er an fettig degenerierten Muskeln gemacht hatte, eine Theorie, derzufolge der Inhalt aus einer Masse besteht, die leicht Veränderungen erfährt, welche die täuschenden Formelemente hervorrufen.

Einen bedeutenden Umschwung in den Ansichten vom Wesen der Querstreifung leitete eine zuerst von Wharton Jones[36]) aufgestellte Hypothese ein, wonach die Muskelfaser sich nicht nur aus Discs, sondern auch noch aus einer biegsamen, unelastischen »substance intermédiaire« zusammensetzt, welche je zwei Discs verbindet. Diese nur flüchtig hingeworfene Idee baute Rollett[37]) weiter aus. Während Bowman's Discs insgesamt gleichartig sind und die Querstreifung nur der Ausdruck der Contiguität zweier Discs ist, entspricht nach Rollett der Querstreifung ein schwächer lichtbrechendes, dünneres scheibenförmiges Element, die »Zwischensubstanz«, und zwischen je zweien von diesen gelegen ein stärker lichtbrechendes und dickeres gleichgeformtes Element, die »Hauptsubstanz.« Das chemische Verhalten beider Substanzen ist verschieden, wodurch es möglich ist, die Scheiben zu isolieren. Durch welche Reagentien auch immer der Zerfall in Scheiben herbeigeführt wird, stets wird die schwächer brechende Substanz aufgelöst, während die stärker brechende ziemlich unverändert fortbesteht. Ungeachtet dieser Spaltung nimmt Rollett dennoch die Präexistenz von Fibrillen an, deren gegliederter Bau auf einem Alternieren von stärker und schwächer brechenden Medien beruht. Jedes stärker brechende Glied bildet ein prismatisches Stückchen und ist mit dem folgenden durch ein kürzeres schwächer brechendes Glied verbunden. Da sich die ersteren durch ihre Konturen besser von der Umgebung abheben, kommt das Bild einer perlschnurförmigen Anordnung zu stande. Die Querlinien werden dadurch hervorgerufen, dass an allen konstituierenden Fibrillen die homogenen Glieder in der nämlichen Querebene liegen.

[36]) M. Wharton Jones. Appareil névro-magnétique des muscles. Annales de chimie et de physique. Sér. 3. T. X. Paris 1844, pag. 111.

[37]) Alex. Rollett. Untersuchungen zur näheren Kenntnis des Baues der quergestreiften Muskelfaser. Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Bd. XXIV. 1857.

Als eine glänzende Bestätigung für die Annahme, dass mit dem Alternieren von hellen und dunklen Zonen auch eine Bauverschiedenheit des Muskels verbunden sei, wurde die epochemachende Arbeit Brücke's[38]) angesehen, der die Polarisation zur Untersuchung verwandte. Während Boeck[39]) bereits das Doppelbrechungsvermögen des quergestreiften Muskels gefunden hatte, wies Brücke nach, dass die sarcous elements allein die Doppelbrechung verursachen, indessen die sie trennende isotrope Grundsubstanz einfachbrechend ist. Die einzelnen sarcous elements sind keine einheitlichen festen Körper, sondern Gruppen kleiner fester doppelbrechender Körper, die er »Disdiaklasten« nennt. Bei der Kontraktion ändern dieselben ihre Form nicht; nur ihre Anordnung wird eine andere, ohne dass die optischen Constanten während der Kontraktion eine merkbare Aenderung erleiden.

Einen ganz anderen Weg, die Muskelstruktur zu ergründen, schlug Cohnheim[40]) ein, dessen Ansicht Kühne[41]) teilt. Der Querschnitt eines gefrorenen Muskels bot sich ihm in Gestalt zahlloser mosaikartig angeordneter Polygonale von mattem Aussehen dar, die von einem Gitterwerk einer hellen durchsichtigen Substanz durchzogen waren. Aus dem verschiedenen Verhalten der beiden Medien gegen Säuren und die Recklinghausen'sche Silbermethode folgerte Cohnheim, dass der Inhalt der Muskelfaser aus zwei verschiedenen Substanzen bestehe, und zwar identifiziert er die matte und stärker lichtbrechende Schicht mit der anisotropen Brücke's, die durchsichtige und glänzende mit dessen isotroper Lage. Für die letztere nimmt er einen flüssigen Aggregatzustand an, während er die polygonalen Felder für den Querschnitt der Disdiaklastengruppen

[38]) E. Brücke. Untersuchungen über den Bau der Muskelfasern mit Hülfe des polarisirten Lichtes. Denkschriften der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Wien 1858. Bd. XV, pag. 69.

[39]) C. Boeck. Verh. der skandinavischen Naturforscher in Götheborg 1839, pag. 107 und in Kopenhagen 1840, pag. 303. Auszug im Arch. für Anat., Physiol. und wissensch. Med. Jahrgang 1844, pag. 1.

[40]) J. Cohnheim. Ueber den feineren Bau der quergestreiften Muskelfaser. Virchow's Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medicin. Bd. 34. 1865, pag. 606.

[41]) W. Kühne. Zur Lehre von den Endplatten der Nervenhügel. Ebenda Bd. 34, pag. 412.

S. Stricker. Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere. 1872. Bd. I, pag. 149.

ansieht. Auch Kölliker[42]) war der Meinung, dass die Polygonale von den sarcous elements herrühren, zugleich aber hielt er sie für die Schnittfläche von langen prismatischen Fasern, den Muskelsäulchen, die wiederum Fibrillenbündel darstellen. Und im Gegensatz zu Cohnheim verharrte er bei seiner ursprünglichen Ansicht, dass die Fibrillen die eigentlichen Elemente des Muskels darstellen.

Schon Amici[43]), welcher die Fibrillen für cylindrische Röhrchen hielt, die in der Quere durch Diaphragmen geteilt seien, hat ausser den dunklen und hellen Segmenten opake Linien beschrieben, welche die helle Zone halbieren. Diese letzteren fand auch W. Krause[44]), der auf ihnen eine neue Theorie von der Muskelstruktur begründete. Er hält nämlich diese Querlinien, da sie nur in der Längsansicht, nicht aber auf dem Querschnitt der Muskelfaser erscheinen, für den optischen Ausdruck einer flach ausgebreiteten Membran, sodass dadurch die Muskelfaser in so viel Abteilungen, »Muskelkästchen«, zerfällt, als sie Querlinien aufweist. Jedes Muskelkästchen enthält ein anisotropes »Muskelprisma« (sarcous element), welches aus einem Bündel feiner Cylinder, den »Muskelstäbchen«, besteht und dessen Grundflächen von dünnen Flüssigkeitsschichten, der »Muskelkästchenflüssigkeit«, bespült sind, von denen jede in der Längsansicht als halbes helles Querband erscheint. Das Kästchen ist eingeschlossen von einer Seitenmembran, die mit den beiden Grundmembranen verschmilzt. Jede Grundmembran gehört je zwei benachbarten Kästchen

---

[42]) A. Kölliker. Ueber die Cohnheim'schen Felder der Muskelquerschnitte. Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. 16. 1866, pag. 374.

[43]) Cav. J. Bapt. Amici. Ueber die Muskelfaser. Auszug in Virchow's Archiv. Bd. 16, pag. 414.

[44]) 1. W. Krause. Ueber den Bau der quergestreiften Muskelfaser. I. Artikel. Nachrichten von der Königl. Gesellsch. der Wissensch. zu Göttingen. 1868. No. 17. Henle's und v. Pfeufer's Zeitschrift 1868. XXXIII, pag. 256.

2. Derselbe. II. Art. Henle's und v. Pfeufer's Zeitsch. 1869. XXXIV, pag. 110.

3. Derselbe. Die motorischen Endplatten der quergestreiften Muskelfasern. Hannover 1869, pag. 179.

4. Derselbe. Die Querlinien der Muskelfasern in physiologischer Hinsicht. Zeitschr. für Biologie. Bd. V, pag. 411.

5. Derselbe. Die Querlinien der Muskelfasern. Nachträgliche Bemerkungen. Ebenda. Bd. VI, pag. 453.

6. Derselbe. Allgemeine und mikroskopische Anatomie. Hannover 1876.

7. Derselbe. Die Kontraktion der Muskelfaser. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. VII, pag. 508.

gemeinsam an. Diese sind in der Querrichtung zu Muskelfächern angeordnet, von denen also jedes, im Profil betrachtet, aus einer als Querlinie erscheinenden Grundmembran besteht, auf welche ein halbes helles, dann ein ganzes dunkles und schliesslich das zweite halbe helle Querband folgt. Die Fibrillen nennt Krause Kästchenreihen, sie sind als Kunstprodukte aufzufassen, insofern als in der lebenden Muskelfaser die Anordnung der Kästchen zu Fächern, nicht zu Längsreihen die massgebende ist. Wenn trotzdem der Zerfall in Längsreihen häufiger ist, so erklärt sich dies daraus, dass die Kästchen der Länge nach durch die je zweien von ihnen gemeinsame Grundmembran inniger zusammenhängen, indes die Seitenmembran jedes Kästchens eine besondere ist. Bei der Kontraktion nähern sich die Muskelprismen nach Art kleiner Magnete, wobei die Muskelkästchenflüssigkeit nach den Seiten hin ausweicht. Die Form der Prismen erleidet dabei keine Aenderung.

Ausser der Amici-Krause'schen Linie beschreibt Hensen[45]) inmitten der anisotropen Substanz, der »Querscheibe«, eine bald helle bald dunkle feinkörnige Linie, die »Mittelscheibe«, die, im Gegensatz zur Querscheibe, einfachbrechend ist. Den Kontraktionsvorgang denkt Hensen sich in der Weise, dass die elastische Zwischensubstanz durch die Querscheiben, welche, nach den Prinzipien des Elektromagnetismus, aus kleinen sich anziehenden Teilchen bestehen, komprimiert wird.

Die von Krause und Hensen beschriebenen Linien suchte Heppner[46]) auf gleiche Weise durch Lichtspiegelung zu erklären. Er unterscheidet eine breite matthell aussehende Zone, die beiderseits von einem schmäleren hellen »glänzenden Bande« begrenzt wird, in welchem ein gleichmässig dunkler, bei starker Vergrösserung granuliert erscheinender dunkler Streifen verläuft. Die Lage desselben zu dem glänzenden Bande ist aber nicht konstant. Stellt man bei einer diametral durch das Gesichtsfeld laufenden Muskelfaser ihre Mitte so ein, dass der dunkle Streifen das helle Band halbiert, so ändern die dem Rande des Gesichtsfeldes zu liegenden Streifen mehr und mehr ihre Lage, indem sie sich dem einen oder anderen Rande des glänzenden Bandes nähern; dagegen bleiben ihre Abstände von einander stets dieselben. Da Heppner nun

---

45) V. Hensen. Ueber ein neues Strukturverhältnis der quergestreiften Muskelfaser. Arbeiten des Kieler physiologischen Instituts. 1868.

46) C. L. Heppner. Ueber ein eigentümliches optisches Verhalten der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. V.

durch veränderte Einstellung das helle Band in die Mitte der matthellen Zone verlegen und schliesslich zu völligem Verschwinden bringen konnte, so betrachtete er die glänzenden Bänder als Produkte der Spiegelung, welche als der Ausdruck der an der Grenze zweier verschieden lichtbrechenden Substanzen stattfindenden totalen Reflexion anzusehen sei.

Dunkle und helle Zonen, die letzteren wieder durch eine feine Linie halbiert, beschreibt auch Ranvier[47]). Ausser der Farbendifferenz konstatierte er an den Zonen auch einen Niveauunterschied. Während ihm nämlich die dunklen Zonen konvex erschienen, zeigten die hellen Zwischenräume eine deutlich konkave Beschaffenheit. An stark kontrahierten Fibrillen sah er nur dunkle, durch feine Streifen von einander getrennte Scheiben, sodass ein den Sägezähnen ähnliches Bild entstand.

Mit Krause sah auch Flögel[48]) die Muskelfaser durch Quermembranen in Fächer geteilt, von denen jedes in der Mitte eine doppelbrechende Querscheibe enthält, die an beiden Enden von einfachbrechender Substanz begrenzt ist. Die Querscheiben setzen sich zusammen aus Säulen, den sogen. Fibrillenstücken, und zeigen häufig die Hensen'sche Mittelscheibe. In den Endzonen findet sich die »Körnerschicht«, eine Lage kleinster Körner, die häufig in der Verlängerung einer Säule liegen und dadurch ihre Zugehörigkeit zur Fibrille vermuten lassen. Flögel's Muskelfaser besteht daher aus einer mehr minder flüssigen Grundsubstanz, in welcher Fibrillen liegen. Jede derselben besitzt in regelmässigen Intervallen Körner, welche mit denen der Nachbarfibrillen durch eine feste Masse verbunden Querwände bilden. In den hierdurch entstehenden Fächern unterscheidet er sieben Schichten; die erste, dritte, fünfte und siebente stellen sich als einfachbrechende, mit Osmiumsäure sich merklich färbende Substanzen dar, die zweite und sechste bilden die sich dunkel färbenden Körnerschichten und die vierte ist die doppelbrechende, stark färbende Querscheibe, deren Mitte bisweilen geringere Färbung aufweist.

Das Vorhandensein von Scheidewänden bestreitet Dönitz.[49])

[47]) L. Ranvier. »Note sur la structure intime du tissu musculaire.« H. Frey. Traité d'Histologie et d'Histochimie, traduit de l'Allemand par Paul Spillmann, revu par l'auteur et annoté par Ranvier. Paris 1870, pag. 366.

[48]) J. H. L. Flögel. Ueber die quergestreiften Muskeln der Milben. Arch. f. Mikrosk. Anat. Bd. VIII, pag. 69.

[49]) W. Dönitz. Beiträge zur Kenntnis der quergestr. Muskelfasern. Arch. f. Anat., Phys. u. wissensch. Med. Jahrg. 1871, pag. 434.

Als Formelement fasst er die Fibrille auf, deren Inhalt in regelmässige, mattgrau erscheinende Abschnitte, die »Muskelprismen«, zerfällt, welche durch eine hell umsäumte dunkle Linie, die »Hauptlinie«, von einander geschieden sind und selber noch durch »Nebenlinien« in Unterabteilungen zerlegt werden können. Die dunklen Linien sind entweder der optische Ausdruck der aneinander grenzenden Enden der Prismen oder einer Zwischensubstanz von unbekannter Natur, während er die hellen Säume mit Heppner als Lichtreflexe betrachtet.

Engelmann[50]) erkennt als Formelemente weder Discs noch Fibrillen an, sondern betrachtet die quergestreifte Substanz als regelmässig gebautes Aggregat von prismatischen »Scheibenelementen«, die in der Längsrichtung der Faser durch Adhaesion zu Fibrillen, in der Querrichtung zu Scheiben verbunden sind, ohne dass ein flüssiges Querbindemittel zwischen den Scheibenelementen existiert. Die gesetzmässige Wiederkehr von Elementen verschiedener physikalischer und chemischer Beschaffenheit in jeder Fibrille bedingt das Bild der Querlinien. Nach den herkömmlichen Anschauungen setzt sich die Muskelfaser aus isotropen und anisotropen Zonen zusammen. Letztere werden durch die Hensen'sche Mittelscheibe halbiert, die isotropen Zonen durch ein doppelbrechendes, dunkles schmales Querband, die »Zwischenscheibe«, zu deren Seiten, getrennt durch eben noch messbare Streifen isotroper Substanz, etwas weniger dunkle Zonen mit geringerer Doppelbrechung, die Nebenscheiben, gelegen sind. Am kontrahierten Muskel beobachtete Engelmann eine Volumenabnahme und damit verbundene festere Konsistenz der isotropen, dagegen eine Volumenvermehrung und grössere Weichheit der anisotropen Substanz. Er verlegt daher den Sitz der verkürzenden Kräfte ausschliesslich in die letztere. Zur Erklärung des Kontraktionsvorganges zerlegt er jedes mikroskopisch noch sichtbare Scheibenelement in eine Anzahl sehr feiner Moleküle von faseriger oder stäbchenähnlicher Form im Ruhezutande. Auf der Quellung dieser Moleküle, wobei das Quellungsmaterial zum Teil aus der isotropen Substanz übertritt, beruht in letzter Instanz der Kontraktionsmechanismus.

[50]) 1. Th. W. Engelmann. l. c.
2. Derselbe. Over den bouw der dwarsgestreepte spiervezelen. Koninkl. akad. v. wetensch. te Amsterdam. 1871—72. No. 6.
3. Derselbe. Over de struktuurverandering der dwarsgestreepte spiervezels by contractie. Ebenda No. 7.

Merkel[51]) lehnt sich in seiner Auffassung der feineren Muskelstruktur zunächst an W. Krause an. Jede Fibrille — sie ist als der letzte in der Längsrichtung abspaltbare Teil des Sarkolemminhaltes anzusehen — besteht aus einer Reihe von »Muskelelementen«, die einzeln einen rundlich prismatischen Körper, begrenzt von einer »Seitenmembran« und zwei »Endscheiben«, darstellen. Eine quere Membran, die »Mittelscheibe«, halbiert das Muskelelement, dessen Endscheibe mit der des folgenden durch eine Kittsubstanz verbunden ist. Als optischer Ausdruck dieser doppelten Platte erscheint eine einzige scharfe dunkle Linie. Im ruhenden Muskel ist die anisotrope Substanz von mehr festem Aggregatzustand zu beiden Seiten der Mittelscheibe gelagert, während der übrige Teil des Muskelelementes bis zu den Endscheiben hin von der isotropen mehr flüssigen Masse ausgefüllt ist. In der letzteren kann an gedehnten Muskeln noch ein Streifen dunklerer Substanz, die »Nebenscheibe«, sich finden. Ganz abweichend von den übrigen Autoren sind seine Angaben über den Kontraktionsvorgang. Während nämlich Flögel und Engelmann betonen, dass die doppelbrechende kontraktile Substanz bei der Kontraktion stets den gleichen Platz behält, nimmt Merkel einen Platzwechsel an. Die inmitten des Elementes liegende dunkle Substanz verlässt — entweder ganz oder nur zum Teil — die beiden Flächen der »Mittelscheibe« und lagert sich der Endscheibe an, indes die helle Substanz die Endscheibe verlässt und den von der dunklen Substanz geräumten Platz einnimmt. Dieser gegenseitige Ortswechsel wird ineinander übergeführt durch ein intermediäres »Stadium der Auflösung«, in welchem die flüssige helle Substanz die dunkle imbibiert hat, sodass der Inhalt des Elementes gleichmässig homogen erscheint. Das Bild des kontrahierten Muskels ist umgekehrt wie das des ruhenden, darin stimmt Engelmann mit Merkel überein. Die Divergenz der Anschauungen tritt erst zu Tage bei Anwendung des polarisierten Lichtes; im Gegensatz zu Engelmann behauptet Merkel, dass auch die Polarisationserscheinungen sich umkehren. Da eine Nachprüfung der Engelmann'schen und seiner eigenen

[51]) 1. Fr. Merkel. Der quergestreifte Muskel. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. VIII, pag. 244.

2. Derselbe. Der quergestreifte Muskel. II. Der Kontraktionsvorgang im polarisirten Licht. Ebenda Bd. IX, pag. 293.

3. Derselbe. Ueber die Kontraktion der gestreiften Muskelfaser. Ebenda Bd. XIX, pag. 649.

Versuche die Richtigkeit beider ergab, so folgerte Merkel, dass weitgehende Unterschiede in dem Kontraktionsvorgange der gestreiften Muskeln vorhanden seien. Eine erneute Untersuchung ergab, dass der Inhalt des Muskelelementes aus drei Substanzen besteht: der disdiaklastischen, der kinetischen und der plasmatischen. Im ruhenden Muskel bilden die ersten beiden in inniger Mischung das Querband, während die plasmatische das helle Band ausmacht. Bei der Kontraktion flieht die kinetische Substanz stets an die Endscheibe, indes die durch Aufnahme der plasmatischen gequollene disdiaklastische bald ihren Platz beibehält, bald der kinetischen mehr weniger folgt. Diese Verschiedenheit in der Lage bedingt den Unterschied in den Polarisationserscheinungen, die daher nicht an allen kontrahierten Muskeln die gleichen sein können.

Gegenüber Merkel hat Wagener[52]) auch in seinen neuesten Publikationen als letztes Element des Muskels die Fibrille in Schutz genommen. Der chemische Unterschied zwischen isotroper und anisotroper Substanz ist wahrscheinlich kein bedeutender; auch verdient die Isotropie schon deshalb nicht den ihr beigelegten Wert, weil sie ja bei der Kontraktion in eine Anisotropie übergehen kann. Die Anisotropen haben die Fähigkeit, sich auszudehnen und zu verkleinern, und, ohne diese Eigenschaften einzubüssen, miteinander zu verschmelzen. Wie der Isotropie darf man auch der polariskopischen Erscheinung keine besonders hohe Wichtigkeit beimessen, denn die schon von Brücke gefundene Thatsache, dass zu dünne Muskeln keinen Einfluss auf die Polarisationsebene äussern, wird bei vielen Insektenmuskeln bestätigt. Um zur Erkenntnis der Natur der Querstreifen zu gelangen, suchte Wagener ihre Entstehung zu verfolgen. Unter den Thoraxmuskeln der Insekten fand er vereinzelt glatte Fasern, die, gleich den embryonalen Fasern, keine Spur von Querstreifen zeigten. Plötzlich treten auf der ganzen Faser sehr feine, dichtgestellte Querlinien auf, die nach kurzer Frist durch das Erscheinen

[52]) 1. G. R. Wagener. Ueber die Querstreifen der Muskeln. Sitzungsberichte der Gesellsch. zur Beförderung der ges. Naturwissenschaften zu Marburg. No. 2. No. 8. No. 10. 1872.

2. Derselbe. Ueber die quergestreifte Muskelfibrille. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. IX, pag. 712.

3. Derselbe. Ueber die Entstehung der Querstreifen auf den Muskeln und den davon abhängigen Erscheinungen. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abt. 1880, pag. 254.

4. Derselbe. Die Entstehung der Querstreifen auf den Muskeln. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XXX, pag. 511.

dickerer Querlinien in eine Anzahl gleichgrosser Gruppen abgeteilt werden, sodass das Bild an einen Zollstock erinnert. Die Vorstellung, dass die dicken Querlinien »Endscheiben« von Muskelkästchen seien, deren Inhalt fein abgeteilte kontraktile Substanz bildet, wird dadurch unhaltbar, dass gleich darauf schon wieder neue Streifen mitten zwischen je zwei dicken Querlinien auftreten, welche allmählich den letzteren an Breite gleichkommen, sodass die Faser nunmehr regelmässige, dicke Querstreifen darbietet, deren Zwischenräume die sehr feinen, zuerst aufgetretenen Querlinien ausfüllen. Bedenkt man nun, dass diese dicken Querstreifen durch Zusammenfluss kleinerer Anisotropen entstehen, so fallen Kittsubstanz und Endscheibe fort, mit ihnen aber auch die Annahme des »Muskelelementes.« Diese sind vorgebildet nicht vorhanden, sondern entstehen erst durch regelmässige Lagerung der kleinen Anisotropen in der Fibrille. Was man ruhende Muskelfaser zu nennen pflegt, sind in Wirklichkeit solche, die in ihrer Kontraktion unterbrochen sind.

Die Fibrillen als präformierte Bestandteile, die Scheiben dagegen als artefakte Produkte des Zerfalls erkennt Rollett[58] auch in seinen letzten Arbeiten an. Doch modifiziert er seine frühere Behauptung, dass bei dem Scheibenzerfall die isotrope Substanz aufgelöst werde, dahin, dass gerade Bowman's Discs zerstört werden. Seinen Irrtum legt er der durch die Säurewirkung erfolgenden Umkehr der Erscheinungen zur Last, welche derjenigen beim Uebergang zur Kontraktion des Muskels ähnelt. Die Ursache der Querlinien sieht er in den differenten Gliedern der Fibrille, deren Gliederung auf der regelmässigen Folge und Abwechselung verschiedener Substanzen beruht. Diese Gliederung ist jedoch keine konstante; Anzahl, Form und Beschaffenheit der einzelnen Teile ändern sich mit den verschiedenen physiologischen Zuständen des Muskels, ohne dass dieser Wechsel bei allen Fibrillen ein gleichmässiger sein muss. Die komplizierteste Zusammensetzung des quergestreiften Inhaltes haben die ruhenden Muskeln der Arthropoden. Rollett unterscheidet hier neun Schichten, welche er nur mit Buchstaben bezeichnet, um in keiner Weise der Vorstellung, als ob der Inhalt aus Scheiben

[58]) 1. Alex. Rollett. Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. Denkschriften der K. Akademie der Wissenschaften zu Wien. Mathem.-naturwissensch. Classe. Bd. 49 u. 51.

2. Derselbe. Artikel: Muskel. Realencyclopädie der gesammten Heilkunde von A. Eulenburg. Bd. XIII. 1888.

bestehe, Vorschub zu leisten. Das anisotrope Band (Q) wird halbiert durch den nicht so selbständig hervortretenden Hensen'schen Streifen (h), der ganz fehlen oder auch doppelt erscheinen kann. Inmitten des isotropen Bandes liegt die anisotrope Zwischenscheibe (Z), deren Seiten die Nebenscheiben (N) flankieren. Zwischen N und Q schiebt sich jederseits die isotrope Schicht (J) ein. Doch zeigen nicht alle Muskeln eines Tieres diese reiche Streifung, oft fehlt E, oft auch N.

Einfachere Verhältnisse herrschen bei den Vertebratenmuskeln. Hier kommen nach Rollett nur die Streifen Q mit h, J und Z vor, während Engelmann auch hier alle anderen, ausser E, gesehen haben will. Er setzt dabei aber voraus, dass die Amici-Krause'sche Linie nicht Z allein, sondern der vereinigten NZN entspreche. Engelmann's Kontraktionstheorie hält Rollett für am meisten diskutabel.

Alle diese Befunde haben Kölliker[54]) in seiner Ansicht, dass die Fibrillen in ihrer ganzen Länge aus einem und demselben Stoffe bestehen, nicht zu erschüttern vermocht. Nach ihm sind die dunklen Querlinien nur der Ausdruck einer abwechselnd grösseren Dichtigkeit der Fibrillen, die sich erst durch die Kontraktionen ausbildet, »in ähnlicher Weise, wie auch ein in Essigsäure sich verkürzendes Bindegewebsbündel querstreifig wird.« Die hellen Abschnitte sind von den dunklen nur durch die geringere Dichtigkeit der Substanz unterschieden, weshalb sie leichter und früher von den Reagentien, welche letztere auflösen, angegriffen werden. Auch in der Thatsache der Doppelbrechung sieht er keinen Gegenbeweis seiner Auffassung; während aber Brücke Disdiaklastengruppen nur in jedem dunklen Gliede annimmt, würden nach Kölliker auch die hellen Abschnitte Disdiaklasten enthalten, die aber »nicht als Gruppen zur Anschauung kommen, in ähnlicher Weise, wie Brücke von den glatten Muskelfasern es annimmt.«

Was die Kontraktion betrifft, so meint Kölliker, dass die Fibrillen in ihrer ganzen Länge kontraktil seien und dass in physiologischer Beziehung das Vorkommen von isotropen und anisotropen Teilen keine grössere Bedeutung besitze. Auch er giebt Engelmann's Kontraktionstheorie den Vorzug, vielleicht mit der Modifikation, dass die Verkürzung nicht durch Quellung der Q auf Kosten der isotropen Substanz sich

[54]) A. Kölliker. Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. I. 6. Aufl. 1889.

vollzieht, sondern durch Quellung der Fibrillen in ihrer ganzen Länge. Doch ist auch diese Hypothese ohne alle Begründung, ganz zu schweigen von dem Missverhältnis, welches zwischen der Schnelligkeit der Kontraktion und der Langsamkeit osmotischer Vorgänge besteht.

Ohne Kenntnis der älteren Litteratur führten endlich Haycraft[55]) schon seine ersten Untersuchungen zu der Vermutung, dass in der varikösen Form der Fibrille die Ursache der Querstreifung liege. Es gelang ihm festzustellen, dass die verschiedenen Zonen entweder mit einer Ausbuchtung oder Einschnürung zusammenfallen; der breite dunkle Streifen entspricht einer Vorwölbung, auf deren Höhe eine seichte Vertiefung die Ursache von Hensen's Linie wird, in die Einschnürung fällt der helle Streifen, in dessen Mitte, durch eine minder hohe Ausbuchtung veranlasst, Dobie's Linie erscheint, wie Haycraft die Amici-Krause'sche Linie bezeichnet.

[55]) l. c.

Zum Schlusse bleibt dem Verfasser noch die angenehme Pflicht, seinem hochverehrten Lehrer Herrn **Prof. Rich. Ewald** für die Anregung zu dieser Arbeit und für die freundliche Unterstützung bei der Anfertigung derselben seinen verbindlichsten Dank auszusprechen.